LIMNOLOGIE, OCÉANOGRAPHIE, ÉCOPHYSIOLOGIE: DISCIPLINES CLÉS POUR L'ÉTUDE DES MÉCANISMES DES MIGRATIONS DE POISSONS AMPHIHALINS*

par

Maurice FONTAINE (1)

RÉSUMÉ. - Après avoir rappelé la signification donnée au mot amphihalin, le fait est souligné que, pendant longtemps, on a insisté sur le ou les facteurs du milieu qui imposent et guident les migrations sans se préoccuper de savoir pourquoi le déclenchement, puis l'accomplissement d'une migration se manifestaient à tel ou tel moment du cycle vital. En fait le déclenchement d'une migration, au moins celle d'une partie importante d'une population donnée, se produit, le plus souvent, sous l'action de facteurs externes intervenant sur un organisme physiologiquement préparé et son déroulement comprend plusieurs étapes aux mécanismes divers, internes et externes. Les facteurs externes sont sans doute très variés et concernent d'abord le milieu aquatique lui-même, d'où l'importance des données de la limnologie et de l'océanographie. Mais il faut connaître aussi l'état physiologique dans les temps précédant la migration et au moment du déclenchement de celle-ci, pour comprendre la nature du conflit (conflit dominant la scène, mais qui n'exclut pas certains aspects de collaboration) qui se produit alors entre le milieu ambiant et l'organisme, d'où la nécessité de prendre en compte l'écophysiologie.

ABSTRACT. - Limnology, oceanography, ecophysiology: key disciplines for a study on the migration mechanisms of amphihaline fish.

After having recalled the meaning given to the word amphihaline, we underline the fact that, for a long while, emphasis was laid on one or several of the environmental factors which impose and guide migrations, without considering why the initiation and then the accomplishment of a migration take place at such and such a moment in the life cycle. In fact, migration, at any rate a migration involving a large part of a given population, is usually triggered by the action of external factors intervening on an organism physiologically prepared by the current state of certain of its physiological functions, and is carried out in several stages with diverse internal and external mechanisms. The external factors are probably very varied and concern first of all the aquatic medium itself. That is why limnological and oceanographic data are so valuable. However, we also need to know the physiological state prior to migration and at the moment it is initiated, in order to understand the nature of the conflict (conflict dominates the scene, but this does not exclude certain aspects of collaboration) which then arises between the ambient medium and the organism, from where appears the necessity to take into account ecophysiology.

Mots-clés. - Amphihaline fish migrations, Limnology, Oceanography, Ecophysiology.

Je dois rappeler tout d'abord que nous avons donné le nom d'amphihalins (Fontaine, 1975) aux animaux qui, au cours de leur cycle biologique, passent d'eau de mer en eau douce et vice versa, selon des modalités le plus généralement assez bien définies, avec cependant certaines exceptions (nous reviendrons sur ce point en ce qui concerne les Téléostéens: Anguilles - Saumons). Aux amphihalins, s'opposent les monohalins qui effectuent tout leur cycle migratoire dans un même milieu, eau douce ou eau salée (exemple:

---

* Communication présentée au 2ème Congrès International de Limnologie - Océanographie et Journées Ichtyologiques d'Evian, France, les 25-28 mai 1993.

(1) Institut Océanographique, 195 rue Saint Jacques, 75005 Paris, FRANCE.

Thunnidés, certains *Barbus*). Il faut signaler qu'il existe des familles (Mugilidés, Gastérosteidés) dont les espèces et les populations présentent des comportements extrêmement variables, allant de l'holohalinité à l'amphihalinité et qu'à la suite d'échanges de vues avec l'éminente helléniste Jacqueline de Romilly, j'ai proposé de classer sous le nom de pantohalins (pantoi = variable).

CLASSIFICATION DES POISSONS MIGRATEURS

MONOHALINS	THALASSOBIES (eau de mer). Exemple: *Thunnus*
	POTAMOBIES (eau douce). Exemple: *Barbus*
AMPHIHALINS	POTAMOTOQUES (reproduction en eau douce). Exemple: *Salmo salar* (2) Phase trophique en mer.
	THALASSOTOQUES (reproduction en eau de mer). Exemple: *Anguilla* Phase trophique en eau douce pour la majorité des individus.
PANTOHALINS (3)	Poissons se déplaçant dans des milieux de salinités très variables allant des eaux douces ou saumâtres aux eaux de mer, mais selon une chronologie moins rigoureuse que les Monohalins et Amphihalins. Exemples: Mugilidés, Gastérostéidés.

Sera ici traitée essentiellement la question de savoir quels sont les mécanismes des comportements migratoires de grands amphihalins dont les modèles seront les Anguilles et les Saumons atlantiques et de souligner combien les données de la limnologie, de la potamologie et de l'océanographie sont essentielles pour de telles recherches ainsi d'ailleurs que celles de l'écophysiologie, sans exclure bien sûr plusieurs autres disciplines situées à d'autres niveaux d'organisation, par exemple: physiologie cellulaire, biologie moléculaire.

Pendant toute la première moitié de ce siècle, les auteurs ont fait intervenir les tropismes ou plutôt taxies, puisqu'il s'agit ici d'animaux, termes qui expriment simplement le fait qu'un animal subit l'attirance (taxie positive) ou la répulsion (taxie négative) d'un facteur physique ou chimique du milieu. Les dits facteurs mis en cause étaient le plus souvent la température et la salinité, mais aussi la teneur en oxygène, la tension en gaz carbonique, etc. (Roule, 1922; Schmidt, 1923; Powers, 1940) et, de plus, la nécessité de trouver des lieux convenables pour la croissance - et l'alimentation indispensable à celle-ci - ou pour la reproduction.

Ainsi l'Anguille européenne aurait été guidée vers la mer des Sargasses par le thermotropisme et le rhéotropisme. Mais si l'on veut bien songer, d'une part, que, d'après Schmidt (1923) et d'après des spéculations fondées uniquement sur la pêche de jeunes leptocéphales, les isothermes de l'aire de ponte seraient de 16 à 17°C et, d'autre part, que ces Anguilles viennent de milieux continentaux ou littoraux allant du Nord de la Norvège et de la côte de Mourmansk jusqu'à l'Afrique du Nord et les Canaries, il est aisé de constater que les différences de température des eaux des Anguilles en phase de croissance ne sont pas toujours nettement différentes de celles, **supposées**, de l'aire de reproduction. Dans le

---

(2) A noter cependant que toutes les populations de *Salmo salar* ne sont pas migratrices; certaines, habitant des lacs, sont dites "landlocked".

(3) Mot créé selon les conseils de Madame Jacqueline de Romilly, Membre de l'Institut.

cas où de telles différences existent, il paraît impossible de trouver, sur une aussi longue distance, un gradient de température régulier qui soit susceptible de servir aux poissons de guide pour atteindre la mer des Sargasses ou ses environs. Existerait-il qu'il serait, dans l'environnement immédiat du poisson, très inférieur à tous les seuils de sensibilité connus chez les thermorécepteurs des poissons. Les plus récentes recherches sur un éventuel thermopreferendum d'*Anguilla rostrata* (Haro, 1991) montrent d'ailleurs une eurythermie très grande et ne sont pas favorables à un thermotropisme susceptible de guider les représentants de cette espèce jusqu'à l'aire de ponte hypothétique et qui n'a pu être confirmée en dépit d'expéditions océanographiques effectuées dans ce but.

L'existence de courants guidant vers les Sargasses les Anguilles argentées de Mourmansk à Las Palmas n'apparaît pas non plus aisée à concevoir, étant donné en particulier la plongée en profondeur des anguilles ayant quitté le plateau continental. En fait, la réflexion et l'expérimentation incitent à penser qu'on ne peut trouver une explication globale à de telles migrations en dehors de celles nommées aujourd'hui téléologiques: les poissons accomplissent des voyages si lointains dans le but de trouver des régions convenables, soit à l'engraissement, soit à la fraye, c'est-à-dire de conceptions qui correspondent au finalisme tant critiqué du passé, mais possèdent maintenant une justification scientifique grâce au programme génétique.

Actuellement nous constatons que la nature est toujours plus complexe que ce que nous avons imaginé et qu'un tel comportement migratoire doit être décomposé en plusieurs étapes aux cours desquelles varient et la nature des comportements et leurs mécanismes avec, naturellement, tous les intermédiaires nécessaires entre ces étapes. Il n'est, à mon sens, qu'un point commun à ces comportements: c'est qu'ils sont la résultante d'un ensemble de conflits et de collaborations entre l'organisme et le milieu, les conflits revêtant une certaine acuité entraînant le départ du poisson de sa zone de sédentarité relative. Apportons quelques exemples de cette conception. Prenons par exemple des Anguilles d'un étang du centre de la France (il importe de préciser, car comme nous le verrons, les comportements migratoires d'une espèce peuvent différer largement selon les populations et, au sein d'une même population, selon les individus). En été et à l'automne, le plus souvent, un certain nombre d'individus, depuis plusieurs années en eau douce, prennent une robe nouvelle dite argentée (4) parce que la peau se charge de purines (guanine et hypoxanthine) sous l'influence probable d'hormones secrétées par des formations endocrines (thyroïdiennes et interrénaliennes en particulier). Cette surcharge de guanine ne se limite pas d'ailleurs à la peau, mais touche aussi des organes internes, la vessie natatoire par exemple où elle retentit sur la fonction (diminution de la conductance au gaz), ce qui représente une similitude avec ce qui est observé chez les poissons abyssaux (adaptation aux grandes profondeurs). On constate que, si l'euryhalinité existe à tous les stades chez l'anguille, elle se révèle moins complète chez l'anguille jaune que chez l'anguille argentée, quand on compare l'efficacité de la fonction osmorégulatrice lors du passage de l'eau douce à l'eau salée (Boucher-Firly et Fontaine, 1933). Il y a donc probablement déjà une légère altération de la fonction ionorégulatrice en eau douce, confirmée par une diminution de l'absorption des ions sodium au niveau de la branchie et une légère diminution de la teneur en sels du muscle, qui va s'accentuer ultérieurement comme nous le verrons ci-dessous de façon tout à fait nette, altération associée à une plus rapide osmorégulation en eau marine. Dans quelle mesure cette altération intervient-elle dans le déclenchement de la migration ? Nous ne pouvons

---

(4) Toutefois, un pourcentage notable d'individus à ce stade ne présentent pas une robe argentée mais à reflets métalliques (bronze eels).

pas actuellement le préciser, mais cela est probable en particulier à la suite des observations similaires faites chez d'autres espèces de poissons et même d'Invertébrés amphihalins (Fontaine, 1974). Ce qui est beaucoup plus sûr, c'est que les activités des glandes précitées, thyroïde et interrénales, glandes qui ont été dites dynamogènes, suscitent l'activité motrice, participent à la création d'une condition évoquant la sympathicotonie qui entraîne une certaine météorosensibilité et la tendance à quitter le milieu aquatique.

D'une part, en effet, on a depuis longtemps observé que, surtout à l'automne, les départs massifs en migration se font surtout les nuits sans lune, par chute de pluie importante et grand vent, en général lors d'une chute de pression barométrique. Certains pêcheurs, qui capturent ces anguilles argentées par des filets posés au sortir de leur étang, gardent dans des bacs des anguilles captives, et, quand ils les voient en fin d'après midi s'agiter et faire des tentatives multiples pour sortir hors de l'eau, alors ils savent qu'ils peuvent aller poser leur filet et que la pêche sera fructueuse dans la nuit.

D'autre part, le rôle de la thyroïde dans le passage de la vie aquatique à l'amphibiose est classique dans le développement des Amphibiens (passage de l'état larvaire à la vie adulte) et Harms (1935) a fort bien montré le rôle de la fonction thyroïdienne dans l'amphibiose de *Periophthalmus*. Or, on sait que les Anguilles argentées non seulement évidente, comme je viens de le dire et dans certaines conditions météorologiques, une tendance évidente à quitter leur milieu mais qu'on en a vu souvent, au petit matin, ramper dans les prés humides. Quoi qu'il en soit, cette première étape de la migration catadrome reproductrice est nettement active. Mais la sortie de l'eau ne peut être que provisoire, les anguilles qui ont quitté l'eau y reviennent, nagent avec le courant et progressivement connaissent une déminéralisation du milieu intérieur et de certains tissus (muscle et cerveau), déminéralisation due non seulement à l'altération de la fonction osmorégulatrice signalée ci-dessus, mais aussi au fait que les Anguilles, à ce stade, ne s'alimentent pas. C'est le début du jeûne lié à la reproduction que le Suisse Mislin (1941) a nommé jeûne synchonique parce qu'il ne correspond pas seulement à une utilisation des métabolites à des fins énergétiques mais aussi à leur transfert vers les glandes génitales. Si le trajet vers les eaux marines est assez long, cette déminéralisation peut entraîner un état de complète asthénie. En effet, les ankerkuils hollandais (filets ouverts au courant) pêchent la nuit, dans certains grands fleuves comme la Loire, des anguilles qui dévalent au fil des eaux, non pas isolées, mais agglutinées en boules par du mucus et qui, dissociées, rétablies dans leur individualité, se montrent fort peu actives. Les températures relativement basses des eaux de ces crues d'automne diminuent l'intensité de la perte en sels et ainsi permettent aux Anguilles d'atteindre l'estuaire (5). Donc, il y a bien conflit entre organisme et milieu puisque, par son hypotonicité, le milieu extérieur altère le milieu intérieur dont une certaine constance est indispensable à la vie. Mais, cependant, ce même milieu extérieur lui-même par son courant entraîne le poisson vers un milieu, l'eau de mer, qui le reminéralisera, lui permettant ainsi de gagner son lieu de reproduction et d'assurer la survie de l'espèce. On peut donc constater qu'il y a dans le même temps conflit et collaboration entre l'organisme et le milieu. Je crois que c'est l'exemple du cas le plus général dans lequel la vie est un ensemble de conflits et de collaborations qui ne sont pas toujours dissociées dans le temps. Arrivées dans l'estuaire, les anguilles se reminéralisent et reprennent une nage normale. Ainsi donc uniquement dans la phase catadrome fluviale, on peut trouver trois étapes réunies évidemment par des phases intermédiaires, l'étape hyperactive du départ en

---

(5) Cependant, dans le Saint-Laurent ont été signalées des mortalités importantes qui seraient dues à une déminéralisation trop accentuée avant l'arrivée dans les eaux estuariennes.

migration, l'étape relativement passive ou complètement passive de l'avalaison, l'étape estuarienne de la reminéralisation et de la reprise de l'activité natatoire commune et au cours de cette première phase apparaissent plusieurs caractères importants des eaux qui relèvent de la limnologie et de la potamologie: courant, température, osmolarité, etc. (voir notamment Vøllestad *et al.*, 1986). A partir de là, commence la grande migration transocéanique dans laquelle les facteurs d'orientation sont encore discutés (champ magnétique, champ électrique produit par les courants marins se manifestant au travers du champ magnétique, etc.)(6). Sur le plateau continental, l'Anguille montre des déplacements liés à la photopériode, s'enfonçant le jour, remontant à la surface la nuit, puis nous pensons qu'elle pénètre de plus en plus profondément jusqu'à des zones de reproduction abyssales (Fontaine *et al.*, 1985a); ceci est à la fois fondé sur la conception d'écophysiologie d'anticipation (Fontaine, 1991) (certains organes prenant la morphologie et la capacité physiologique caractéristiques des poissons abyssaux) et aussi sur l'observation d'une anguille commençant sa maturation sexuelle et photographiée à plus de 2000 m de profondeur, à partir de l'Alvin, sous-marin de Woods Hole (Fontaine *et al.*, 1985b). Au sud et au nord de la Mer des Sargasses ont été décrites des zones de suintements de faible température comportant des gaz et produits variés dont certains pourraient être les agents attractifs d'une dernière étape correspondant au "homing" du Saumon.

En ce qui concerne la migration du leptocéphale et de la jeune anguille, on peut aussi distinguer plusieurs étapes: une première étape complètement passive, une deuxième où le leptocéphale commence à présenter une nage autonome sans qu'on sache exactement si cette nage est orientée ou non, une troisième étape de conflit avec le milieu, étape associée à la métamorphose de leptocéphale en civelle par suite d'une altération de l'osmorégulation vis-à-vis d'un milieu hypertonique, altération qui entraîne un hydrotropisme suivi, pour la majorité des individus, d'un rhéotropisme positif (Fontaine et Callamand, 1941), ces deux aspects du comportement étant liés, *pro parte* du moins, à une activité hyperthyroïdienne.

Voyons maintenant le Saumon atlantique. La migration catadrome fluviale du jeune Saumon comporte d'abord comme pour l'Anguille une phase d'agitation motrice qui survient après l'argenture nommée ici smoltification. Cette smoltification (Fontaine, 1960; Hoar, 1988) correspond, comme l'argenture de l'anguille, à une modification de l'osmorégulation, modification plus marquée encore que chez l'anguille car le jeune Saumon sédentaire, dit parr, est sténohalin alors que le smolt est euryhalin. Des modifications histologiques, enzymatiques et fonctionnelles apparaissent au niveau de la branchie, toutes dans le sens d'une adaptation aux milieux hypertoniques. La smoltification est une conséquence, en partie, de l'hyperactivité des tissus endocrines thyroïdiens, interrénaliens, chromaffines, mais en fait de tout un ensemble de modifications neuroendocrines et endocrines (Fontaine, 1960, 1975; Hoar, 1988). Elle se manifeste par le changement de comportement suivant: le parr se tient à l'affût dans les cailloux du fond, nageant à proximité du lit de la rivière alors que le smolt quitte les gravières, monte en pleine eau, nage activement, fréquemment même saute hors de l'eau, et c'est ainsi que des crues de printemps l'entraînent vers les eaux marines. Ayant quitté le sol accidenté des gaves, le smolt ne trouve plus de zones de calme relatif où il pouvait s'abriter des courants. Non seulement il se trouve alors soumis à la force plus vive du courant, mais n'étant plus à proximité du fond, il ne dispose plus de repère visuel lui permettant de savoir si sa nage suffit à maintenir sa position par rapport au milieu ambiant et ceci d'autant plus que généralement la turbidité des eaux augmente alors.

---

(6) Nous reviendrons sur ce point à propos du Saumon.

Puis vient la phase de descente du fleuve (migration catadrome) qui, bien qu'accompagnée d'une altération de l'osmorégulation vis-à-vis de l'eau douce et d'une perte d'ions, n'entraîne jamais l'asthénie; ceci est dû sans doute, *pro parte*, au fait que le smolt s'alimente encore, ce que ne fait pas l'anguille. Cependant, cette migration est une migration dite de descente ou de dévalaison et non une nage guidée vers les eaux marines par un halotropisme positif. Cette opinion naît de l'observation des comportements natatoires des smolts qui sont entraînés vers l'aval, nageant souvent la tête dirigée vers l'amont, position probablement adoptée pour permettre un meilleur renouvellement de l'eau au contact des branchies. Ce renouvellement est nécessaire pour satisfaire le métabolisme élevé, lié, d'une part, à la fonction thyroïdienne intensifiée et, d'autre part, à la nage ininterrompue. Cette impression a été confirmée par des données acquises sur la population de smolts du parcours gave d'Oloron - Gaves réunis - qui accomplissent leur migration d'abord sur un parcours dont les salinités sont très faibles et très voisines, puis à partir de l'embouchure du Saleys et sur une vingtaine de kilomètres, **sur un trajet de salinité régulièrement décroissante,** et enfin sur un parcours, proche de l'estuaire, d'un gradient de salinité croissante (Fontaine et Vibert, 1952). Il n'existe donc pas un gradient de salinité régulièrement croissant des frayères à l'Océan, gradient qui puisse servir de guide. En revanche, il est vraisemblable que dans certaines zones de l'estuaire et dans certaines conditions de marée, un halotropisme positif, démontré expérimentalement, les guide vers l'Océan. A partir de là, certains repères, encore discutés, les orientent vers leur zone d'engraissement située, en majorité, au Nord du 60° parallèle Nord.

Il apparaît probable que les jeunes Saumons puissent s'orienter grâce à un système complexe appelé par Semm (1988) magnétique photoneuroendocrinien végétatif. Cette sensibilité serait due à divers facteurs (présence de magnétite dans un os du nez, le dermethmoïde, mais aussi photosensibilité des pinéalocytes et des cellules de la rétine aux variations du champ magnétique terrestre et en fonction de la photopériode). Pour cela, il faut donc que les smolts voient la lumière et nagent en surface dans les eaux océaniques. Or ce comportement a été depuis longtemps signalé. Ayant marqué un grand nombre de smolts commençant leur migration dans les Gaves réunis, plusieurs marques retournées avaient été prélevées sur des individus capturés dans des filets (à maquereaux) placés **en surface** par des pêcheurs bretons au large du Finistère (Vibert, 1953).

Par quels mécanismes physiologiques est déclenchée la migration de retour des zones d'engraissement vers les rivières d'origine ? Nous l'ignorons. Cela est dû sans doute à ce que nous ne connaissons pas actuellement de modifications morphologiques comparables à la smoltification pour nous permettre de distinguer dans une population les individus préparés physiologiquement au départ pour la migration reproductrice. *A priori* nous supposons qu'une fois déclenchée, la migration de retour transocéanique se fait par des mécanismes analogues à ceux de la migration aller. Il est permis de supposer que les Saumons, arrivés sur le plateau continental, recherchent les eaux moins salées des estuaires à la suite d'une altération des mécanismes osmorégulateurs. Des travaux sur *Onchorynchus masu* (Kubo, 1960), montrent l'altération en mer des mécanismes osmorégulateurs quand le poisson est sur le point de gagner les eaux douces. Mais ce qui apparaît à peu près certain aujourd'hui c'est qu'ils retrouvent leurs frayères d'origine grâce à la mémoire d'une imprégnation olfactive, une certaine odeur de la rivière d'origine, cette imprégnation s'étant probablement effectuée pendant le stade smolt (Hasler et Schalz, 1983; Morin et Døving, 1992). La question qui se pose est de savoir à partir de quel point du parcours de la migration intervient le homing. Certains auteurs le situent dès le littoral. Je serais tenté de le situer après l'estuaire étant donné la pollution par des substances malodorantes de nombreux es-

tuaires traversés, encore actuellement, par des Saumons. Je ne vois guère comment ils pourraient déceler une odeur apparemment aussi subtile que celle des eaux de la frayère natale au milieu des mélanges nauséabonds que nous ne connaissons que trop, à certaines époques, dans certains estuaires.

Très curieusement à mon sens, ce "homing" récemment démontré est admis par divers auteurs depuis fort longtemps. Il était déjà considéré comme un fait incontestable par Izaak Walton au 17ème siècle et sa connaissance justifie le fait que le Saumon, dans l'épopée celtique de l'Irlande - et en particulier dans le récit irlandais des "Enfances de Finn" - soit le symbole de la connaissance. Il est remarquable en effet que ce poisson soit capable de dépister des champs magnétiques, électriques, ou des odeurs vraisemblablement très complexes et de les mémoriser pour les réutiliser comme guides, après plusieurs années (Markale, 1979).

Les propos qui précèdent ont évoqué l'entrée en scène dans ces migrations de divers caractères des eaux douces et marines, mais il en est beaucoup d'autres qui interviennent très probablement dans les rapports organisme-milieu et dont le rôle apparaîtra dans un avenir imprévisible. Dans un colloque traitant de l'influence des conditions océaniques sur la production des Salmonidés dans le Pacifique Nord, un grand spécialiste des Saumons, J.E. Thorpe (1983), disait "Il faudrait que les gouvernements et les administrateurs s'engagent dans le financement d'une recherche à long terme sur l'océanographie et il faudrait également que les biologistes prennent soigneusement note des découvertes des océanographes". Il est bien évident que les quantités de Saumon en mer dépendent en premier lieu des populations de smolts et auparavant de parrs et il est sûr que la recommandation faite pour l'océanographie doit être étendue aux données de la limnologie et de la potamologie. Nous avons déjà vu l'importance de la teneur en sel, de la température, de la turbidité, du courant des eaux douces, mais il est certainement beaucoup d'autres caractères que nous ne faisons encore que soupçonner.

Soulignons que les estuaires représentent des milieux très précieux pour faciliter le changement de milieu en raison des courants des marées et du gradient important de salinité qu'on observe souvent entre les diverses couches d'eau et qui permet au migrateur de choisir la salinité la plus adaptée à son état actuel d'halopréferendum. Ce choix dicté par les nécessités écophysiologiques du poisson présente parfois des conséquences funestes sur les stocks. En voici un exemple: nous avons observé, dans l'estuaire de l'Adour, des bancs de smolts qui se tenaient en surface et qui étaient décimés par des vols d'oiseaux de mer. Cependant les poissons ne plongeaient pas sans doute du fait de leur halopréferendum du moment. Je dis "sans doute", car il reste beaucoup à apprendre du comportement des migrateurs amphihalins dans les milieux si complexes et variés que représentent les estuaires.

Avant de conclure, une recommandation que je me permettrai de faire parce que j'ai vu les inconvénients de la dérive que je vais évoquer, c'est d'éviter toute médiatisation excessive des résultats obtenus. Depuis longtemps, certains vulgarisateurs ont tendance à dépasser les frontières de résultats obtenus par les chercheurs et dont ils veulent rendre compte pour rendre le livre ou l'article plus sensationnel et attractif. Mais aujourd'hui, malheureusement, certains auteurs eux-mêmes n'hésitent pas à annoncer des découvertes qui, en réalité, ne sont pas faites. Ainsi, en ce qui concerne le premier point, la découverte par J. Schmidt des plus jeunes leptocéphales des Anguilles atlantiques dans la Mer des Sargasses et l'hypothèse qui en est née du lieu de frai a été souvent transformée par de nombreux auteurs en découverte du dit lieu. Bertin, lui-même, commençait son ouvrage sur les Anguilles (1942) par la phrase suivante "On a parlé souvent de la vie mystérieuse de l'anguille. Cette expression pouvait être exacte il y a vingt ans. Elle ne l'est plus". Or nous constatons

qu'il existe toujours de nombreux mystères dans la vie des Anguilles et notamment celui de leurs lieux de frai qui restent complètement inconnus. Mais il faut mettre ces phrases de Bertin sur le compte de l'enthousiasme suscité par les découvertes de Schmidt, enthousiasme parfaitement justifié, si cette phrase reste injustifiée.

Plus grave est le cas des scientifiques qui médiatisent eux-mêmes les résultats de leurs travaux. Ainsi cet auteur récent d'un article (Tsukamoto, 1992), dont le titre et le résumé annoncent la **découverte** du lieu de ponte de l'anguille japonaise alors que, d'après le contenu de l'article, il est évident que ce lieu de ponte a été **estimé** d'après la capture de leptocéphales relativement âgés, comparés aux plus jeunes pêchés par J. Schmidt, ce qui rend donc l'estimation beaucoup plus aléatoire. Cela d'autant plus que l'auteur ne tient compte, pour reconstituer le voyage à partir du lieu de ponte que des courants superficiels, alors que de nombreux travaux, qui semblent ignorés par l'auteur, apportent des arguments de grand poids pour une fraie en eau très profonde, notamment la photographie par l'"Alvin" d'une anguille commençant sa maturation sexuelle à plus de 2.000 m de profondeur.

Soyons plus modestes et au lieu de transformer des hypothèses en découvertes, n'hésitons pas à montrer les points faibles de nos conceptions actuelles, points faibles qui seront générateurs de nouveaux travaux. Par exemple, en ce qui concerne les anguilles, j'ai pris, comme modèle de migration, des populations d'anguille fort éloignées des côtes, c'est en effet le type le plus complet de comportement migratoire reproducteur. Mais il est généralement admis que dans une population de civelles qui arrive chaque année sur nos côtes, la destinée des individus est très variable. Les phases de croissance et de préparation à la migration peuvent en effet se dérouler apparemment dans des milieux allant du littoral et de ses diverses dépendances (lagunes, vasières de marais salants, etc.) jusqu'à des rivières, des étangs ou des lacs fort éloignés du rivage. S'il en est bien ainsi, il est impossible d'expliquer, pour les anguilles restant en eau de mer, le départ en migration par une altération de l'osmorégulation vis-à-vis de milieux hypotoniques. Même si, en automne et en hiver, les eaux saûmatres peuvent présenter des salinités abaissées, celles-ci ne tombent pas en dessous de la salinité du milieu intérieur de l'anguille et il semble difficile d'expliquer par une altération de l'osmorégulation vis-à-vis d'un milieu hypotonique, le départ des eaux littorales. Des hypothèses peuvent être faites, mais qui sont tout à fait gratuites car on manque totalement de données physiologiques et écologiques sur ces populations d'anguilles littorales et c'est dommage. D'autre part, il apparaît très probable que certaines jeunes Anguilles gagnent des eaux closes (lacs de cratère par exemple) et n'en puissent repartir à la mer, parce que les parois des contours sont trop escarpées et parce que les voies souterraines, qui ont permis l'accès des civelles, sont trop étroites pour le passage des Anguilles adultes (Fontaine *et al.*, 1987; Jellyman, 1991). D'une façon générale d'ailleurs, les comportements migratoires sont trop stéréotypés par les auteurs, et la progression de nos connaissances démontre que les différences entre les diverses populations d'une même espèce et les différences individuelles au sein d'une même population, apparaîssent plus grandes qu'on ne l'a pensé longtemps. C'est ainsi qu'en ce qui concerne *Salmo salar*, espèce qui était considérée comme typiquement migratrice, mis à part les Saumons de lac, nommés "landlocked", c'est-à-dire enfermés dans les terres, l'opinion a beaucoup évolué ces dernières années quant à la possibilité pour une population considérée comme amphihaline de présenter un nombre relativement important de couples holohalins. On sait depuis longtemps que, dans toute rivière à Saumon, une proportion plus ou moins importante de jeunes Saumons mâles sédentaires, dit parrs, atteint la maturité génitale au moment de la reproduction des Saumons venus de l'Océan et participe à la fécondation des oeufs. Cette proportion peut être

très importante, de l'ordre de 40% pour les parrs de 2 ou 3 ans, mais les auteurs anciens considéraient que tous les parrs femelles restent immatures. Or, l'état de nos connaissances a considérablement changé sur ce point. Nous avons nous-mêmes capturé en 1947 sur les frayères d'Oloron Sainte-Marie, un parr hermaphrodite de *Salmo salar,* dont les oeufs étaient libres dans la cavité génitale et ont pu être fécondés avec succès par du sperme, soit de Saumon adulte, soit de parr mâle (Fontaine et Vibert, 1949). Une population de *Salmo salar* considérée comme parfaitement amphihaline peut donc comporter des individus holohalins. Depuis, des observations de ce type, mais concernant des femelles normales mûres, se sont multipliées dans certaines rivières et certaines conditions hivernales, allant jusqu'à représenter des pourcentages importants (rivière Lussa du sud-ouest de l'Ecosse) (Tissier, 1989). Ces observations montrent bien le caractère très plastique de l'amphihalinité et posent immédiatement la question non résolue du devenir des individus nés de ces jeunes couples en eau douce. Avec les observations relatives à la dérive génétique des populations d'élevage, des phénomènes dits de pollution génétique par croisement d'individus d'élevage et d'individus de race sauvage, nous avons un témoignage de l'instabilité des programmes génétiques des populations de cette espèce, de leur sensibilité aux conditions du milieu (apparition de phénotypes). Au fur et à mesure que sont acquises de nouvelles données, le champ des recherches s'élargit, cela à condition que nos hypothèses ne soient point traduites en découvertes. Il est, en effet, plus grave pour l'avenir de nos connaissances de croire résolu un problème qui ne l'est pas que d'ignorer une découverte. Dans le premier cas en effet la recherche est stoppée. Dans le second la nouvelle recherche d'une solution d'un problème déjà acquise apporte souvent, étant réalisée par un esprit différent et fréquemment selon une méthodologie différente, des compléments notables à la découverte initiale.

Je voudrais enfin pour conclure, insister sur la nécessité d'associer dans de telles recherches l'observation et l'expérimentation sur le terrain avec l'expérimentation au laboratoire. Cela vous paraît peut-être évident, mais ce ne l'est pas pour tous, même pour de très grands esprits. Dans son ouvrage "La logique du vivant" (1971), mon éminent confrère François Jacob, prix Nobel, après avoir rappelé le rôle de Claude Bernard dans l'évolution de la physiologie, écrivait page 199: "La biologie doit alors changer de lieu de travail. Auparavant elle opérait dans la nature ... Désormais la biologie se fait en laboratoire". Je pense qu'il est inutile de souligner pourquoi je ne suis pas d'accord avec cette affirmation. Ma position résulte de plusieurs faits cités ci-dessus. J'en ajouterai un cependant qui me semble particulièrement démonstratif. Pour comprendre le déclenchement de la migration catadrome du jeune Saumon dit smolt en raison de son aspect morphologique et de sa robe argentée, il était capital de montrer que le smolt était euryhalin alors que le parr (stade Saumon sédentaire) ne l'est pas. Or ceci ne peut être fait que sur les bords du fleuve, car les smolts, transportés plus ou moins loin dans un laboratoire, perdent pendant le transport nombre de leurs écailles alourdies de guanine et leur euryhalinité est altérée ou disparaît. Enfin, d'une façon plus générale, on ne peut comprendre les mécanismes physiologiques des comportements migratoires sans les avoir observés dans la Nature.

C'est pourquoi, je vous souhaite, mes chers Amis, un travail exaltant sur les bords et sur les eaux des lacs, des ruisseaux, des gaves, des torrents, des rivières et des fleuves, ainsi que sur les Océans et les Mers, et partout des recherches qui vous apportent parfois, en état de veille ou de sommeil paradoxal, la divine surprise.

RÉFÉRENCES

BERTIN L., 1942. - *Les Anguilles*. 218 p. Payot, Paris.

BOUCHER-FIRLY S. & M. FONTAINE, 1933. - Rapports existant entre quelques stades de développement de l'Anguille et le point de congélation de son sérum lors du passage en eau de mer. *C. R. Séances Soc. Biol.*, Paris, 112: 462.

FONTAINE M., 1960. - Quelques problèmes physiologiques posés par le *Salmo salar*. Intérêt de l'étude de la smoltification, type de préparation au comportement migratoire. *Experientia*, 16: 1-6.

FONTAINE M., 1973. - Migratory behaviours in marine animals and their physiological regulations. *Suppl. Publ., Mar. Biol. Ass. India*: 122-138.

FONTAINE M., 1975. - Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Adv. Mar. Biol.*, 13: 241-355.

FONTAINE M., 1991. - Fonction osmorégulatrice et écophysiologie d'anticipation chez les poissons migrateurs amphihalins. *Arch. Int. Physiol., Bioch. Biophys.*, 99: 221-225.

FONTAINE M. & O. CALLAMAND, 1941. - Sur l'hydrotropisme des civelles. *Bull. Inst. océanogr.*, 811: 1-6.

FONTAINE M., LOPEZ E., LALLIER F. & B. VIDAL, 1987. - The Eels of lake Lalo lalo (Uvea Islands, Wallis). *16th Cong. Pacif. Sci. Ass.*, Seoul (Korea), 1: 68 (Abstract.).

FONTAINE M. & R. VIBERT, 1949. - Sur un parr de Saumon hermaphrodite parvenu à maturité sexuelle. *J. Cons. Int. Expl. Mer*, 16: 42-52.

FONTAINE M. & R. VIBERT, 1952. - Contribution à l'étude des facteurs guidant la migration fluviale anadrome du Saumon (*Salmo salar* L.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 77: 310-313.

FONTAINE Y.-A., DUFOUR S., ALINAT J. & M. FONTAINE, 1985a. - L'immersion prolongée en profondeur stimule la fonction hypophysaire gonadotrope de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) femelle. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 300, série III: 83-87.

FONTAINE Y.-A., DUFOUR S. & M. FONTAINE, 1985b. - Un vieux problème très actuel: la reproduction des Anguilles. *C.R. Acad. Sci.*, série générale, La Vie des Sciences, 2(1): 1-10.

HARMS J.W., 1935. - Die Realisation von Genen und die consecutive Adaptation. IV. Mitteilung Experimentelle hervorgerufener Medienwechsel: Wasser zu Feuchtluft, b.z.w. zu Trockenluft bei Gobiiformen (*Gobius, Boleophtalmus* und *Periophtalmus*). *Zeits. Wiss. Zoo.l.*: 146: 417-463.

HARO A.J., 1991. - Thermal preferenda and behavior of Atlantic eels (genus *Anguilla*) in relation to their spawning migration.- *Env. Biol. Fish*, 31(2): 171-184.

HASLER A.D. & A.T. SCHALZ (avec coll. R.W. GOY), 1983. - Olfactory imprinting and homing in Salmon: investigations into the mechanism of the imprinting process. 134 p. (Collection: Zoophysiology, 14). Berlin: Springer-Verlag.

HOAR W.S., 1988. - The physiology of smolting Salmonids. pp. 275-343. *In*: Fish Physiology (Hoar W.S. & D.J. Randall, eds.), XI (Part B). San Diego: Academic Press.

JACOB F., 1971. - La Logique du Vivant, une Histoire de l'Hérédité. 354 p. Editions Gallimard, Paris.:

JELLYMAN D.J., 1991. - Biology of the Shortfinned Eel *Anguilla obscura* in Lake Te Rotonui, Mitiaro, Cook Islands.- *Pacific Sci.*, 45(4): 362-373.

KUBO T., 1960. - Notes on the blood of *masu* Salmon during inshore migration with special reference to the osmoconcentration. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, 11: 15-19.

MARKALE J., 1979. - L'Epopée celtique d'Irlande. 172: 208 p. Petite Bibliothèque Payot, Paris.

MISLIN H., 1941. - Der Phasenwechsel des Rheinlachses (*Salmo salar*) unter besonderer Berücksichtigung des Ernahrungsapparates. *Rev. suisse Zool.*. (suppl.), 48: 1-181.

MORIN P.P. & K.B. DØVING, 1992. - Changes in the olfactory function of atlantic Salmon *Salmo salar*, in the course of smoltification. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 49: 1704-1713.

POWERS E.B., 1940. - The spawning migration of the Salmon. *Science*, 92: 353-354.

ROULE L., 1922.- Les Poissons Migrateurs. Leur Vie et leur Pêche. 175 p. Paris: Flammarion.

SCHMIDT J., 1923. - The breeding places of the eel. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 211: 179-208. (*Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 11: 1-40, 1923).

SEMM P., 1988. - The magnetic detection system of the pigeon: involvement of pineal and retinal photoreceptors and the vestibular system. pp. 47-61. *In*: Electromagnetic Fields and Neurobehavioral Function, (O'Connor M.E. & R.H. Lovely, eds). New York: Alan R. Liss Inc.

THORPE J.E., 1984. - An overview. pp. 303-306. *In*: The influence of Ocean Conditions on the Production of Salmonids in the North Pacific. A workshop, (Pearcy W.G., ed.). Corvallis: Oregon State University.

TISSIER J., 1989. - Maturité sexuelle et migration d'après les travaux de J.E. Thorpe, L.P. Hansen, B. Jonsson et R.I.G. Morgan. *Saumon*, 71: 10-11.

TSUKAMOTO K., 1992. - Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, 356: 789-791.

VIBERT R., 1953. - Voyages maritimes des Saumons et retour à la rivière natale. *Bull. Fr. Pisc.*, 170: 5-23.

VØLLESTAD L.A., JONSSON B., HARALDSTAD Ø. & J. RUUD-HANSEN, 1986. - Environmental factors regulating the seaward migration of European Silver Eels (*Anguilla anguilla*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1909-1916.

Reçu le 29.06.1993.
Accepté pour publication le 05.08.1993.